Über Versuche, die Mistel (Viscum album L.) auf monocotylen und auf sukkulenten Gewächshauspflanzen zu ziehen,

von

E. Heinricher,

k. M. k. Akad.

(Mit 1 Tafel und 12 Textfiguren.)

(Aus dem botanischen Institut der Universität Innsbruck.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 13. Juni 1912.)

Es ist schon gelungen, die Mistel auf einer Reihe von Pflanzen zu erziehen, die ihr in der freien Natur wohl kaum je als Wirte gedient haben. Ich nenne z. B. die Aufzucht auf *Nerium Oleander* durch Prof. Peyritsch,[1] ferner auf der Nordmannstanne durch mich,[2] auf *Larix leptolepis* und *Cedrus atlantica* durch v. Tubeuf.[3] In einer späteren Mitteilung werde ich vermutlich in die Lage kommen, diese Fälle zu erweitern. Zur Zeit der Inangriffnahme der in dieser Abhandlung zu besprechenden Versuche war mir aber kein Fall bekannt, in dem irgendeine Loranthacee auf einem monocotylen Gewächs lebend vorgefunden worden wäre, während das Vorkommen solcher auf sukkulenten Pflanzen für tropische Gebiete schon angegeben war. So kommt *Viscum Crassulae* Eckl. et Zeyh. auf strauchiger *Crassula* und sukkulenter *Euphorbia* im

---

[1] E. Heinricher, Beiträge zur Kenntnis der Mistel. Naturwissenschaftl. Zeitschr. für Land- und Forstwirtschaft, 1907, Jahrg. 5, p. 381.

[2] Experimentelle Beiträge zur Frage nach den Rassen und der Rassenbildung der Mistel. Zentralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten, II. Abt., 31. Bd., 1911, p. 263.

[3] Die Ausbreitung der Kiefermistel in Tirol und ihre Bedeutung als besondere Rasse. Naturwissenschaftl. Zeitschr. für Land- und Forstwirtschaft, 1910, Jahrg. 8, p. 31.

Kapland vor und auf letzteren Wirten ebendort auch das *Viscum minimum* Harvey.[1] C. Reiche[2] beschrieb eingehend die auf *Cereus chilensis* parasitierende interessante Loranthacee *Phrygilanthus aphyllus*. Erst kürzlich hat eine *Loranthus* sp. auch Körnicke auf einer sukkulenten *Euphorbia* im botanischen Garten zu Buitenzorg wachsend gefunden und abgebildet.[3] Ebendort gelang es Körnicke, *Loranthus sphaerocarpus* auf einer *Cordyline* zu entdecken (abgebildet l. c., Taf. XXVI, Fig. 3). Das war aber vor Beginn meiner Versuche noch nicht veröffentlicht. Jedenfalls ist ersichtlich, daß das Vorkommen auf Monocotylen sehr selten sein muß, während jenes auf Sukkulenten weniger beschränkt erscheint. Als ein das Befallen dieser Pflanzen hindernder Faktor dürften die den Parasiten unzusagenden Transpirationsverhältnisse derselben mit im Vordergrunde stehen. Wir sehen denn auch, daß die auf Sukkulenten nachgewiesenen Loranthaceen entweder streng angepaßte Formen sind, die sich dem xerophytischen Gepräge ihrer Träger anschließen und überdies Ganzparasiten (*Phrygilanthus aphyllus*) oder nahezu solche (*Viscum minimum*) sind, oder, daß eine Ausnützung eines sukkulenten Wirtes (*Loranthus sphaerocarpus* auf *Euphorbia*) von einer Loranthacee, die eine gute Blattentwicklung aufweist und dem Halbparasitismus huldigt (der ja im großen und ganzen für die Loranthaceen typisch ist), nur in einem Klima mit großer Luftfeuchtigkeit eintreten kann. Diese Gesichtspunkte ließen von vornherein Versuche solcher Art in der relativ feuchten Atmosphäre des Gewächshauses nicht völlig aussichtslos erscheinen.

Sie wurden in der kalten Abteilung des 1909 erbauten Gewächshauses im neuen botanischen Garten zu Hötting bei Innsbruck durchgeführt. Als Versuchspflanzen wurden verwendet: *Aloë arborescens* Mill., *Cordyline angustifolia* Kunth, *Anthurium Hookeri* Kunth, *Rhaphidophora dilacerata* Koch, *Spironema fragrans* Lindl., *Euphorbia splendens* Boj., *Euphor-*

[1] Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, III. T., p. 195.

[2] K. Reiche, Bau und Leben der chilenischen Loranthacee *Phrigylanthus aphyllus*. Flora, 93. Bd., 1904.

[3] M. Körnicke, Biologische Studien an Loranthaceen. Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg, 2. Sér., Suppl. III, Leyden 1910, p. 665.

bia officinarum L., *Phyllocactus biformis* Labour., *Opuntia parvula* Salm-Dyck, *Cereus Forbesii* Hort. Berol. Zur Infektion, die am 7. I. 1910 erfolgte, wurde die Apfelmistel verwendet; auf jede Pflanze wurden 15 Beeren ausgelegt. Ich erwähne gleich, daß der Versuch insofern ergebnislos verlief, als bisher auf den genannten Wirten keine Mistelpflanze aufgezogen werden konnte. Da indessen der Verlauf der Keimung und anderes in späteren Erörterungen (besonders in einer zweiten, bald folgenden Abhandlung) herangezogen werden soll, gebe ich in tabellarischer, gekürzter Form eine Übersicht über den Verlauf des Versuches.

Tag der Revision	*Aloë arborescens*	*Cordyline angustifolia*	*Anthurium Hookeri*	*Rhaphidophora dilacerata*	*Spironema fragrans*	*Euphorbia splendens*	*Euphorbia officinarum*	*Phyllocactus biformis*	*Opuntia parvula*	*Cereus Forbesii*
1910 13. II.	0	0	0	2	0	0	0	3	2	0
19./II.	4	5	2	5	2	4	1	5	6	0
26./II.	8	7	2	5	4	5	1	8	7	0
13./III.	10	10	6	9	5	6	2	8	11	1
27./III.	$14^{\times}$	11	9	11	8	$11^{\times}$	4	8	$14^{\times}$	1
10. IV.	14	12	$10^{\times}$	11	8	11	$5^{\times}$	8	14	$3^{\times}$
17. IV.	14	13	10	11	$9^{\times}$	11	5	8	14	3
24./IV.	14	$14^{\times}$	10	11	9	11	5	$9^{\times}$	14	3
1./V.	14	14	10	$12^{\times}$	9	11	5	8^{-}	13^{-}	3
29./V.	14	11^{-}	10	12	7^{-}	11	3^{-}	8	13	2^{-}
12./VI.	13^{-}	11	·10	12	7	11	3	8	13	2
10./VII.	3	4	6^{-}	7^{-}	2	9^{-}	2	2	9	1
12. VIII.	0	0	3	2	3	6	1	1	1	1
12. XII.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
1911 10./IV.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0

Die $^{\times}$ bedeuten die Höchstzahl der Keimlinge, ein $^{-}$ hinter der Zahl den beginnenden Abfall.

Die Revision erfolgte vom 13. II. 1910 ab einmal wöchentlich. Die Versuchspflanzen hatten in dem nach Süden sehenden Gewächshause gutes Licht, auch direkte Besonnung. Allerdings werden den einzelnen Mistelsamen recht ungleiche Lichtintensitäten zugekommen sein, je nachdem sie auf der Licht-

oder Schattenseite des Wirtes ausgelegt waren; außerdem war der verfügbare Raum beschränkt, so daß einige Versuchspflanzen in der vordersten Reihe, andere in hinteren Reihen standen.

Wie schon gesagt, dauernd erhalten ließ sich kein Keimling dieser ersten Kultur. Am längsten lebte einer auf *Raphidonema*, ihm zunächst kamen solche auf *Cereus* und den *Euphorbia*-Arten. Auch der auf *Raphidonema* lebte vermutlich nicht länger als 1 Jahr. Es hat aber schon v. Tubeuf mitgeteilt, daß Keimlinge, die nicht eingewurzelt sind, »14 Monate und unter Umständen noch länger« am Leben bleiben können.[1] Ja später[2] sagt er sogar: »Wie ich nachwies, können Mistelkeime, wenn sie vor Trocknis bewahrt werden, bis ins dritte Jahr am Leben bleiben, ohne ernährt zu werden«.

Trockenheit dürfte auch die Ursache gewesen sein, warum sich bei meinen Versuchen ab Juni ein so rascher Abfall der Zahl vorhandener Keimlinge einstellte. Er dürfte mit dem Ausräumen des betreffenden Kalthausabteils zusammenhängen; die verbleibenden Versuchspflanzen waren damit einer bedeutend trockeneren Luft ausgesetzt und für eine besondere Wasserzufuhr (zeitweilige Benetzung der Keimlinge) war nicht gesorgt worden.[3] Ich glaube, daß die Keimlinge sich zumeist auf den Unterlagen nicht eingewurzelt hatten. Doch soll aus einer zweiten gleichartigen Versuchsreihe ein solcher interessanter Fall später geschildert werden. Auch fiel mir, außer an *Opuntia* und *Cereus*, an keiner der Pflanzen eine Reaktion gegenüber den ausgelegten Mistelsamen auf.[4] Die Reaktion der

---

[1] Reproduktion der Mistel. Naturwissenschaftl. Zeitschr. für Forst- und Landwirtschaft, Jahrg. 1907, p. 355.

[2] Ebendort, Jahrg. 1910, p. 35.

[3] Für den eingehenden Verfolg der Versuche war die seit 1909 bestehende Trennung von Garten und Institut sehr hinderlich. Der Garten ist vom Institut aus erst in 25 Minuten erreichbar. Durch den hoffentlich im Herbst dieses Jahres beziehbaren Bau für das neue botanische Institut wird diesem Übelstand abgeholfen.

[4] Es ist aber sehr wahrscheinlich, daß bei genauerer Kontrolle solche aufzufinden gewesen wären. Außer dem in der vorangehenden Note erwähnten Übelstande kam noch der hinzu, daß die Kulturen im mit Pflanzen überfüllten Kalthause, nicht in einem eigenen Versuchshause standen und ein sorgfältiges Überprüfen derselben daher sehr erschwert war.

Opuntia scheint mir aber genug Interesse zu bieten, daher ich sie folgend schildern will.

Die Reaktion der Opuntia parvula auf die an ihr gekeimten Mistelembryonen. An den Flachsprossen der *Opuntia* waren Mitte Sommers die Stellen, wo Samen ausgelegt gewesen waren, eventuell die eingetrockneten Keimlinge noch anklebten, gelblichbraune Verfärbungen wahrnehmbar, die auch polsterförmig etwas in die Höhe gehoben erschienen. Nach einem in Alkohol konservierten, durch denselben noch nicht völlig entfärbten Sproßstück ist eine solche besonders

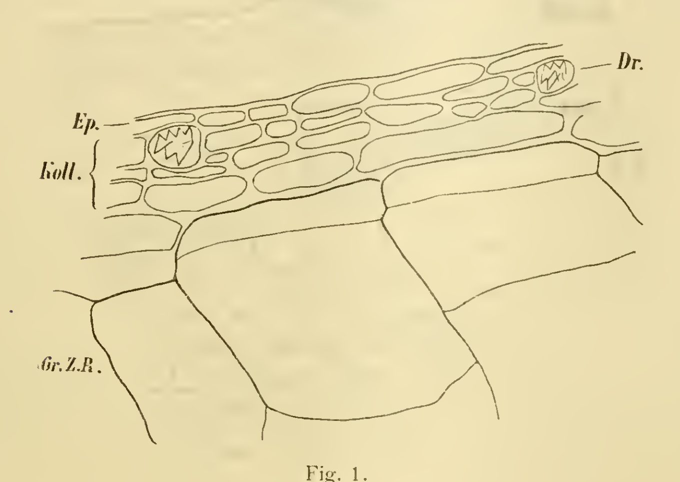


Fig. 1.

markante Stelle in der Fig. 1 der Tafel dargestellt. Der Querschnitt mitten durch diese Stelle bestätigte die schon makroskopisch wahrscheinlich gewesene Hervorwölbung der pustelartigen Partie. Die genauere anatomische Untersuchung ergab, daß die *Opuntia* unter dem aufliegenden Parasitenkeim und in seiner Umgebung durch Korkbildung sein Eindringen zu unterbinden sucht.

Einige Bilder mögen dies erläutern. Textfig. 1 stellt einen Querschnitt durch die intakt gebliebene Oberfläche der *Opuntia* dar. Wir finden eine sehr niedrige Epidermis (*Ep.*), darunter ein drei Lagen umfassendes Collenchym, dem sich unmittelbar das großzellige, chlorophyllführende Parenchym (*Gr. z. R.*)

anschließt. Die subepidermale Collenchymschicht führt zahlreich Oxalatdrusen (*Dr.*), deren Zellen die darüberliegende Epidermislage, wie auch die unter ihnen befindlichen Collenchymzellen zurückdrängen.

Die Textfig. 2 veranschaulicht nun ein kleines Stück des Querschnittes unter einer Pustel. Die Collenchymzellen sind zusammengedrückt, undeutlich und wahrscheinlich unter dem Einfluß des Parasiten abgetötet worden (*Ep.+Koll.*). An dünnen Schnitten sieht man, daß ihre Wandungen auf Chlorzinkjod

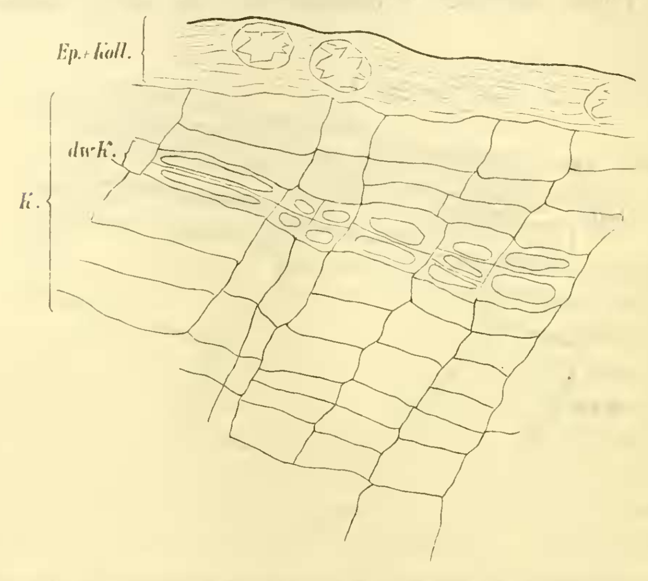


Fig. 2.

noch Cellulosereaktion geben. Unterhalb des Collenchyms hat sich offenbar ein Korkkambium gebildet, durch dessen Tätigkeit eine viele Zellagen umfassende Peridermlage (*K.*) erstand. Dieser Kork ist aber nicht einheitlich aufgebaut. Nach Bildung von zwei bis drei Schichten dünnwandigen Korkes wurden zwei Zellagen dickwandigen eingeschaltet (*dw. K.*), worauf wieder mehrere Lagen dünnwandigen Korkes folgten. Die dickwandigen Zellagen sind allerdings nicht mit voller Berechtigung als Kork zu bezeichnen. Nur ihre Mittellamellen sind verkorkt und bleiben in konzentrierter Schwefelsäure erhalten. Die

Hauptmasse der Wandung ist verholzt. Es handelt sich um Elemente, die mehr den Charakter von Steinzellen haben, sehr zahlreiche, feine Porenkanäle besitzen und v. Höhnel's[1] Trennungsphelloiden entsprechen.

In Chlorzinkjod werden sie gelbbraun, mit Phloroglucin-Salzsäure oder schwefelsaurem Anilin geben sie sehr typisch die Holzreaktion, mit Schwefelsäure mittlerer Konzentration behandelt, geben sie eine intensive Gelbfärbung, sehr ähnlich der bei Anwendung des schwefelsauren Anilins auftretenden.

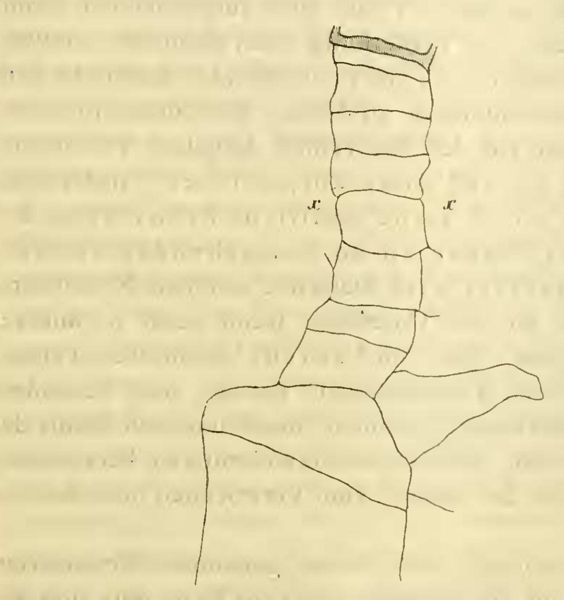


Fig. 3.

In konzentrierter Schwefelsäure quellen die Wandungen unter schwärzlicher Färbung auf, die Zellen gewinnen eine aufgedunsene Tonnenform, endlich sind die Membranen bis auf die Mittellamellen gelöst.

Die innersten Lagen der korkähnlichen Zellen sind aber nicht verkorkt, sondern geben Cellulosereaktion. Dies mag die Textfig. 3 erläutern. Sie zeigt zu äußerst die Innenwand einer

[1] F. v. Höhnel, Über Kork und verkorkte Gewebe überhaupt. Diese Sitzungsberichte. Bd. LXXVI, 1877.

der dickwandigen verholzten Zellen, an die sich vier Korkzellen anschließen und an diese vier korkähnliche Zellen, deren Wandungen aber Cellulosereaktion gaben. Die Grenze zwischen den Korkzellen und den korkähnlichen ist in Fig. 3 durch Kreuzchen bezeichnet. Man könnte denken, daß vom Korkkambium auch *Phelloderma* gebildet wird, doch erinnern diese Zellen nicht an typisches *Phelloderma*; auch ist charakteristisch, daß die Neigung zur Zellteilung auch schon in die großzellige Rinde weiter nach innen vorgeschritten ist. Ein Stück einer solchen Zelle ist in unsere Figur noch aufgenommen. Wahrscheinlich schreitet die Verkorkung nach Bedürfnis einwärts vor und kann jeweils von einer der lebenden Zellen die Aufgabe, als Korkkambiumzelle zu dienen, übernommen werden.

Damit haben wir den Sachverhalt dargelegt. Von besonderem Interesse ist, daß ohne körperliches Eindringen des Parasiten, durch seine stoffliche Einwirkung die sich wehrende Pflanze zu so weitgehenden Gewebebildungen veranlaßt wird. Derartige stoffliche Einwirkung der Mistelkeime auf die Unterlage, wenn auch in anderer Weise, ist übrigens schon von Laurent beschrieben worden. Er hat in mehreren Abhandlungen[1] gezeigt, daß, besonders auf gewisse Kulturbirnen, die nicht eingedrungenen Keime der Mistel giftig wirken und Gewebeveränderungen hervorrufen, die zum Absterben der Zweige, zum Vertrocknen ihres Laubes führen.

Laurent berichtet, daß bei den genannten Birnensorten an den Ästen auf eine Strecke von 4 bis 8 *cm* auf- und abwärts des Mistelkeims die Rinde vertrocknet und geschwärzt ist, daß sich unter dem Mikroskop die Gewebe derselben vollkommen zerstört erweisen und die gleichen Erscheinungen auch in der sekundären Rinde, im Kambium, in den Markstrahlen und im Marke wahrzunehmen sind. Die Holzgefäße erweisen sich als durch eine gummöse, gelbschwärzliche

[1] Phenomènes toxiques provoqués par les plantules de Gui chez le Poirier. Recherches de Biologie experimentale, appliquée à l'agriculture. Travaux du laboratoire de Botanique de l'institut agricole de l'état, à Gembloux, T. I, Fasc. I, Bruxelles. 1901—1903. Und ebendort in Fasc. III: Sur l'existence d'un principe toxique pour le Poirier dans les baies les graines et les plantules du Gui.

Masse verstopft, so daß der Saftstrom unterbunden erscheint und das Absterben des oberhalb des Mistelkeimes befindlichen Aststückes bewirkt wird. Diese Wirkungsweise auf gewisse Birnensorten hat auch v. Tubeuf[1] bestätigen können und auch bei meinen Versuchen, die allerdings anderer Fragestellung dienten, dürfte sie hervorgetreten sein. So starben von Birnbäumchen, die ich im Herbst 1910 (29. XI) mit je 25 Samen einer Birnmistel belegt hatte, im Frühjahr 1911 vier, ohne auszutreiben, ganz ab, zwei weitere mehr oder minder. Nachdem Laurent festgestellt hat, daß ein einziger Keimling der Mistel genügt, um einen mehrjährigen Ast der Birne (er operierte besonders mit der Sorte »Joséphine de Malines«) zu töten, ist obiges Ergebnis nicht befremdend, da die schwachen Birnstämmchen mit 25 Beeren belegt waren.[2] Ähnliche Giftwirkungen der Mistel, wie sie Laurent an dem Birnbaum beobachtete, wurden nach einer von ihm (in der zweiten zitierten Abhandlung) gemachten Angabe von Jean Chalon auch an *Spartium junceum* und *Ficus elastica* festgestellt. In meiner erwähnten Versuchsreihe aus dem Herbst 1910 (gemacht in bezug auf die Frage nach den ernährungsphysiologischen Rassen der Mistel) starben ebenfalls noch andere Versuchspflanzen außer den drei Birnbäumchen ab, ohne im Frühjahr auszutreiben, so vier *Corylus* und zwei *Acer Pseudoplatanus*. Doch ist es nicht sicher, daß alle diese Fälle auf Giftwirkungen seitens der Mistel zurückzuführen sind. Die *Corylus*-Pflanzen waren alle schwach und bei der starken Besiedlung mit Mistelsamen (25 pro Pflanze) ist ja die Tötung durch das Mistelgift nicht unwahrscheinlich.[3] Andrerseits ist in

---

[1] Über die Verbreitung und Bedeutung der Mistelrassen in Bayern. Naturwissenschaftl. Zeitschr. für Land- und Forstwirtschaft, 1908, p. 572.

[2] Laurent hat seine Infektionen mit Beginn Mai durchgeführt, daher er die Wirkungen des Mistelgiftes an belaubten Pflanzen beobachten konnte.

[3] Doch verlief in anderen Fällen, allerdings bei viel stärkeren Büschen und viel lockererer Gruppierung der ausgelegten Samen, die Besiedlung von *Corylus Avellana* mit der Mistel ohne jeglichen Verfall der Äste. So wurden auf einer Pflanze aus 30 ausgelegten Samen 14 Misteln erzogen und diese wie die Hasel gedeihen heute noch vortrefflich. Vgl. Heinricher, Experimentelle Beiträge zur Frage nach den Rassen und der Rassenbildung der Mistel, a. a. O., p. 267.

dem Falle auch zu beachten, daß die Pflanzen im Herbste versetzt waren und ihre Wurzeln vielleicht nicht gegriffen hatten. Einer der erwähnten Ahorne zeigte makroskopisch schwarze Flecken unter den Mistelkeimen. Hier vermutete ich Giftwirkungen zu finden und konservierte ein Aststück in Formalin. Als ich es nach Jahresfrist zur Untersuchung heranzog, waren die schwarzen Flecken verschwunden und eine unter einem Mistelkeim gelegene Stelle zeigte bei mikroskopischer Prüfung keine Spur jener Gewebeveränderungen, die Laurent für die Birne beschreibt.[1] Es ist also alle Vorsicht bei Beurteilung solcher Fälle nötig und, da meine genannten Versuche auf die Lösung der in Rede stehenden Frage nicht abzielten und daher auch in dem Sinne nicht genauer verfolgt wurden, haben sie selbstverständlich keinen entscheidenden Wert.

Trotzdem steht aber fest, daß Misteln, speziell ihre Keime, einen Giftstoff produzieren. Mit ihm und seiner Wirkung wird auch der »Hemmungsstoff« zusammenfallen, den Wiesner[2] als in dem Fruchtfleisch der Mistelbeeren vorhanden annahm. Wiesner glaubte, daß durch einen solchen Hemmungsstoff die Embryonen in den Beeren von dem Keimen zurückgehalten würden. Nachdem nun aber festgestellt ist, daß die Samen mit vorgeschrittener Jahreszeit auch in den Beeren auskeimen, worauf schon Kronfeld,[3] später Tubeuf[4] zunächst hingewiesen haben und was mir gleichfalls schon lange bekannt war (in den Beeren einer Apfelmistel fand ich schon am 28. III. 1912 alle Embryonen auskeimend), ist auf eine solche auf die Keimung der Mistelsamen selbst hemmend wirkende Substanz nicht mehr zu schließen. Wiesner's Befunde, daß Samen von *Lepidium sativum*, *Linum usitatissimum*, *Trifolium pratense* auf Mistelschleim nicht keimen oder nur sehr ver-

---

[1] Die Gewebe waren abgestorben, aber nicht verfärbt, eine Verstopfung der Gefäße durch Gummi war nicht zu beobachten.

[2] Pflanzenphysiologische Mitteilungen aus Buitenzorg (IV). Vergleichende physiologische Studien über die Keimung europäischer und tropischer Arten von *Viscum* und *Loranthus*. Diese Sitzungsberichte, Bd. CIII, Abt. I, 1894, p. 23.

[3] Zur Biologie der Mistel. Biolog. Zentralbl., VII. Bd., 1887, p. 449 ff.

[4] Naturwissenschaftl. Zeitschr. für Land- und Forstwirtschaft, 1908, p. 500.

spätet und schwach, könnten vielleicht auch durch die Giftwirkung, die von der Mistel ausgeht, ihre Begründung finden.[1] In der zweiten zitierten Abhandlung Laurent's wird nämlich gezeigt, daß die Giftwirkungen nicht an den *Viscum*-Keim streng gebunden sind, sondern auch von der Beere und ihrer Pulpa, wenn auch abgeschwächt, ausgeübt werden, da aus dem Keim die Giftstoffe offenbar auch in das Beerengewebe eindringen.

Diese Giftwirkung der Mistelkeime dürfte nun auch zu den entscheidenden Faktoren gehören, die das Eindringen oder Nichteindringen in eine Nährpflanze mitbestimmen.

Ist die Wirkung eine akute, wie bei den meisten Birnensorten (schon Laurent weist darauf hin, daß sich die kultivierten Rassen verschieden verhalten; wie die Erfahrung den Verfasser lehrte, ist auch das Vorkommen der Mistel auf dem Birnbaum überhaupt selten und beruhen offenbar viele gegenteilige Angaben auf Verwechslung und Irrtum), geht, durch den Mistelkeim beeinflußt, der befallene Ast zugrunde, so ist das betreffende Gewächs der Mistel gegenüber immun. Laurent vergleicht das Absterben und Abwerfen eines befallenen Zweiges der Autotomie, welche gewisse Tiere vollziehen, z. B. Krabben, wenn sie vom Feinde ergriffen werden. In anderen Fällen dürfte das eintretende Gift nur sehr beschränkte Teile des Gewebes unterhalb des Keimlings abtöten, das weiter vordringende Gift aber löst in den noch lebenskräftigen Geweben Differenzierungen aus, die dem Vorschreiten des Parasiten Einhalt zu tun versuchen und in manchen Fällen rasch genug und mit genügender Intensität erfolgen, so daß die Abwehr in der Tat gelingt. In der Weise vermochte sich *Opuntia parvula* vor dem Eindringen des Parasiten zu bewahren. Wie, trotz solcher Abwehrbestrebungen energischester Art, der Parasit

[1] Durch Tomann, »Vergleichende Untersuchungen über die Beschaffenheit des Fruchtschleimes von *Viscum album* L. und *Loranthus europaeus* L. und dessen biologische Bedeutung« (diese Sitzungsberichte, Abt. I, Bd. CXV, 1906), wird das Nichtkeimen der im *Viscum*-Schleim eingebetteten Samen anderer Pflanzen auf verhinderten Sauerstoffzutritt mit viel Wahrscheinlichkeit zurückgeführt.

schließlich doch zu siegen vermag, werden wir an dem Beispiel von *Cereus* späterhin beleuchten.

Im allgemeinen, glaube ich, spielt die Giftwirkung und die dadurch erzielte Abtötung peripherer Gewebe eine Rolle, die dem Parasiten das Eindringen erleichtert. Bei den Bäumen, die zu den häufigeren Mistelträgern gehören, und solchen, die sich experimentell ohneweiters als geeignete Wirtpflanzen nachweisen ließen, dürfte es sich darum handeln, daß nur der erste Angriff stärkere, allenfalls zum Absterben führende Wirkung auf die Gewebe ausübt, ferner aber eine Giftgewöhnung eintritt, infolge deren weiterer Verfall von Geweben durch das toxische Prinzip nicht mehr ausgelöst wird.

Außerdem spielen, wie die Erkenntnis der Existenz ernährungsphysiologischer Rassen bei der Mistel gezeigt hat,[1] auch diese eine Rolle. Die Nadelholzmisteln vermögen sich auf Laubholz nicht zu entwickeln (und umgekehrt); es scheint in diesem Falle der Widerstand, der durch das Mistelgift beim Wirt ausgelöst wird, ein verstärkter zu sein, wenn es sich um das Eindringen des Keimes einer an den betreffenden Wirt nicht angepaßten Rasse handelt.

In anderen Fällen sind wohl auch die anatomischen Bauverhältnisse (z. B. starke Verkieselung der peripheren Gewebe) oder der Besitz gewisser Schutzstoffe (reicher Gehalt an ätherischen Ölen) allein schon geeignet, eine genügende Abwehr zu bieten.

Kehren wir jetzt zur gegebenen ersten Tabelle zurück, so lehrt dieselbe, daß die Keimungen zwar früh begannen (die ersten sind am 13. II. eingetragen, traten aber wohl noch früher auf; leider setzte die Revision erst am genannten Tage ein), aber im allgemeinen doch ziemlich ungleichmäßig erfolgten. Der letzte Keimling wurde am 1. V. notiert.

---

[1] Die betreffende Literatur, insbesondere die Arbeiten v. Tubeuf's, finden sich in meinen p. 541 zitierten Abhandlungen erwähnt.

Auffällig erschien aber der Abfall des Prozentes gekeimter Samen auf *Euphorbia officinarum* und *Cereus Forbesii.* Während auf drei Pflanzen 93 % gekeimt hatten, auf fünf 86 bis abfallend 60 %, betrug das Keimprozent auf der genannten *Euphorbia* nur 33, jenes auf dem *Cereus* gar nur 20. Hier konnte man auf von den genannten Wirtpflanzen ausgehende Hemmungen denken. Ich erwog z. B., ob durch die genannten Sukkulenten nicht den Samen Wasser entzogen werden könne und dies für den niederen Ausfall des Keimprozentes maßgebend sei. Dies gab auch die Veranlassung, daß die ganze Versuchsreihe am 12. XII. 1910 wiederholt wurde. Wieder wurden je 15 Beeren auf jede Pflanze gebracht, aber diesmal diejenigen der Lindenmistel (eingesammelt am 9. XI. 1910). Aus später zu nennender Ursache wurde der Versuch am 11. II. noch auf ein zweites Exemplar des *Cereus Forbesii* ausgedehnt, das aber mit 15 Samen der Apfelmistel belegt wurde. Auch diesmal wurden, vom 4. II. 1911 beginnend, die Revisionen wöchentlich vorgenommen und bis zur Gegenwart konstant fortgesetzt. In sehr gekürzter Form gibt die nachstehende Tabelle eine Übersicht über den Verlauf des Versuches.

Die Keimung verlief in der zweiten Versuchsreihe im ganzen gleichmäßiger als in der ersten. Sie setzte am 4./II. ein, (wohl schon im Jänner, denn am 4./II. waren schon 23 Keimlinge da; leider wurde früher nicht beobachtet) und schloß Ende April. Der beginnende Abfall stellte sich abermals um die Zeit (14./V.) ein, in der die Kalthauspflanzen ins Freie kommen, dürfte also auf die relative Trockenheit der Gewächshausluft zurückzuführen sein. Der Rückgang vollzog sich ferner einigermaßen ähnlich wie in der ersten Versuchsreihe; wieder hielten Keimlinge auf Euphorbien und *Cereus,* außerdem auf *Anthurium Hookeri* am längsten stand. Auf letzterer Pflanze existiert noch gegenwärtig — Ende April — eine Pflanze und auf jedem *Cereus* je zwei.[1] Ob Einwurzelung des Parasiten, der in diesen Fällen ungefähr einjährig sein muß, stattgefunden hat, ist zweifelhaft; bei einem der Keimlinge auf *Cereus* habe ich

[1] Auch im August 1912 leben diese Keimlinge noch; vgl. die Tabelle.

unter Opferung desselben solches nachgewiesen. Davon wird späterhin eingehende Mitteilung folgen.

Tag der Revision		*Aloe arborescens*	*Cordyline angustifolia*	*Anthurium Hookeri*	*Rhaphidophora dilacerata*	*Spironema fragrans*	*Euphorbia splendens*	*Euphorbia officinarum*	*Phyllocactus biformis*	*Opuntia parvula*	*Cereus Forbesi* I	*Cereus Forbesi* II[1]
1911	4./II. . . .	0	4	0	4	0	5	0	2	3	5	—
	12./II. . . .	4	6	2	5	0	6	1	2	3	5	—
	19./II. . . .	7	8	5	7	1	10	3	3	5	6	—
	26./II. . . .	8	10	8	9	2	10	4	5	8	8	—
	5. III. . .	9	10	8	11	4	11	4	6	8	8	—
	19./III. . .	9	11	9	$13^{\times}$	5	$13^{\times}$	7	$8^{\times}$	11	$11^{\times}$	—
	26./III. . .	9	12	9	13	5	13	7	8	$12^{\times}$	11	6[2]
	2./IV. . .	$10^{\times}$	13	10	13	5	13	$9^{\times}$	8	12	11	8
	9./IV. . .	10	13	10	13	$6^{\times}$	13	9	8	12	11	10
	16./IV. . .	10	$14^{\times}$	10	13	6	13	9	8	12	11	11
	30./IV. . .	10	14	$11^{\times}$	13	6	13	$10^{\times}$	8	12	11	$13^{\times}$
	14./V. . . .	8^{-}	11^{-}	10^{-}	13	6	12^{-}	10	5^{-}	11^{-}	8^{-}	—
	28./V. . . .	8	9	8	12^{-}	6	10	9^{-}	3	9	5	12^{-}
	11./VI. . .	6	7	8	9	4^{-}	8	6	0	6	5	—
	16./VII. . .	2	0	1	4	0	3	1	0	0	2	—
	13. VIII. .	1	0	1	1	0	2	1	0	0	2	—
	17. IX. . .	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	—
	6./XI. . .	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	—
1912	13./III. . .	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	2
	27./V. . .	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1[3]	2

[1] Auf *Cereus* II erfolgte die Aussaat erst am 11. II. 1911.

[2] Die Beobachtung setzte erst an diesem Tage ein.

[3] Der zweite stärkere Keimling wurde am 26./III. 1912 behufs Untersuchung mit einem Stücke des darunterliegenden *Cereus*-Gewebes ausgehoben.

Das $^{\times}$ hinter den Zahlen bedeutet das Erreichen der höchsten Zahl von Keimlingen, das Zeichen $^{-}$ den beginnenden Abfall.

Besonders rücksichtlich des Keimprozentes herrschen in dieser Versuchsreihe weniger große Unterschiede als in der

ersten. In einem Falle erreichte dasselbe 93, dreimal 86%, in den übrigen hält es sich immer über 50 und sinkt nur auf *Spironema* bis 40. Die Pflanzen, welche im Vorjahr durch geringe Keimprozente der auf ihnen ausgelegten Samen hervortraten, *Euphorbia officinarum* (33%) und *Cereus Forbesii* (20%), ergaben diesmal weit höhere Zahlen: *Euphorbia* 66, *Cereus* 73 und 86. Bei *Cereus Forbesii* wurde nachträglich ein zweiter Versuch eingeschaltet, um dem Einwande zu begegnen, daß im ersten Jahre Samen der Apfelmistel, im zweiten jene der Lindenmistel verwendet worden seien. *Cereus* II wurde deshalb wieder mit den Samen der Apfelmistel belegt. So ergibt sich, daß an den geringen Keimungen, welche im Vorjahr auf *Euphorbia officinarum* und besonders auf *Cereus Forbesii* aufgetreten waren, Substratwirkungen nicht angenommen werden können. Worin jene ihre Ursache haben, ist ungewiß; ich vermute, daß durch direkte Besonnung eine zu große Austrocknung der Samen stattgefunden hat. Diese Sukkulenten standen erstens in vorderster Reihe im Gewächshaus, dem Licht und Sonnenschein voll ausgesetzt. Daß Trockenheit, über ein gewisses Maß gesteigert, die Keimung sowie die Keimlinge selbst in ihrer Entwicklung ungünstig beeinflußt, habe auch ich in meinen Versuchen erfahren und stehe in dieser Beziehung auf Seite v. Tubeuf's, Wiesner's Anschauung gegenüber. Darauf komme ich in einer folgenden Abhandlung eingehender zurück. Was speziell die schädigende Einwirkung direkter Insolation (nur im Übermaß) betrifft, so finde ich diesbezüglich bei v. Tubeuf[1] folgende Aussage: »Dagegen führte einer meiner Versuche dazu, die schädliche Einwirkung hoher Temperatur durch direkte Insolation auf die angeschmierten Mistelsamen festzustellen.«

Viscum album auf Cereus Forbesii. Wie erwähnt, waren in der zweiten Versuchsreihe auf den beiden *Cereus*-Pflanzen je zwei etwa einjährige Mistelkeime noch am Leben. Makroskopisch war eine Entscheidung, ob diesen Keimen ein Eindringen in die Wirtpflanze gelungen war, unmöglich. Da die

---

[1] Über die Bedeutung von Beerenfarbe und Beerenschleim bei der Mistel. Naturwissenschaftl. Zeitschr. für Forst- und Landwirtschaft, Jahrg. 1908, p. 142.

Frage aber immerhin von Interesse und Bedeutung war, entschloß ich mich, den kräftigsten derselben zu opfern. Er wurde mit einem Stück des *Cereus* in den letzten Märztagen 1912 aus diesem herausgeschnitten. Textfig. 4 stellt den Keimling mit seiner Unterlage, zweifach vergrößert, dar. Zur Untersuchung wurde das hypocotyle Glied des Keimes oberhalb der Haftscheibe abgeschnitten und dann diese und die Unterlage durch einen auf erstere senkrechten Schnitt halbiert. Die beiden Hälften wurden dann aus freier Hand in Schnitte zerlegt. Schon die Prüfung der ersten Hälfte ergab, daß sich dieser Keimling in der Tat im *Cereus* eingenistet hatte. Der Kampf, der sich hierbei zwischen dem Parasiten und dem Wirt abspielte,

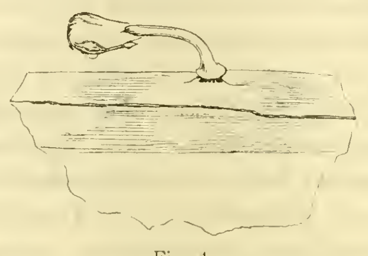


Fig. 4.

ist aber so interessant, daß eine eingehende Schilderung der Verhältnisse am Platz erscheint.

Betrachten wir zunächst den Zustand der peripheren Gewebe des *Cereus* an intakten Stücken. Die Verhältnisse sind ähnlich denen von *Opuntia*. Auch hier findet sich unter der mit einer sehr dicken Außenwand versehenen Epidermis ein Collenchymgewebe von vier bis 5 Zellagen[1] (Textfig. 6). Allein dieses Collenchym ist ganz eigenartig und mir in ähnlicher Ausbildung noch nicht vorgekommen. Eigentlich weicht es gestaltlich von den bekannten Collenchymformen völlig ab und nur die Färbung der Membransubstanz, ausgesprochene Cellulosereaktion derselben und die hypodermale Lage berechtigen,

[1] C. Lauterbach (Unters. über Bau und Entwicklung der Sekretbehälter bei den Cacteen. Botan. Zentralblatt, X. Jahrg., Bd. XXXVII, p. 257) schreibt der Gattung *Cereus* ein zwei- bis dreischichtiges collenchymatisches Hypoderma zu. Wie ersichtlich, stimmt diese Angabe jedenfalls nicht für alle Arten der Gattung.

diesem Gewebe die Funktionen des typischen Collenchyms zuzuerkennen und es dem Begriff des Collenchyms unterzureihen. In seiner eben zitierten Abhandlung sucht Lauterbach die Cacteengenera kurz anatomisch zu charakterisieren. Auch ihm scheint das Eigenartige dieses Collenchyms bei *Cereus* aufgefallen zu sein, wie ich aus folgendem Satze schließe: »Zwei-, dreischichtiges Hypoderma, in der collenchymatischen Ausbildung hinter den früheren Gattungen zurückbleibend.« Weiteres Eingehen darauf findet sich nicht. Ziel der Arbeit Lauterbach's waren ja die »Sekretbehälter« der Cacteen nach Bau und Entwicklung.

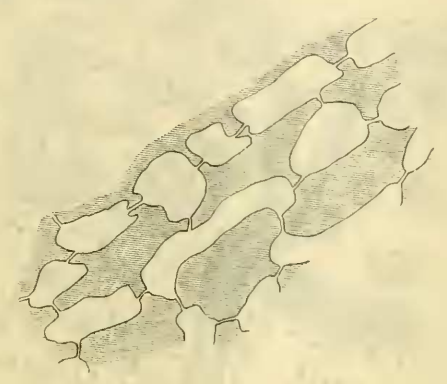


Fig. 5.

Die Darstellung der Zellen dieses Collenchyms im Gewebeverband ist recht schwierig und das vorliegende Bild in Textfig. 6 gewiß mangelhaft.[1] Ein sorgfältiger entworfenes Bild einiger Zellen gibt Fig. 5. Sie wird dartun, daß sich dieses Gewebe besser dann kennzeichnen läßt, wenn man seine große Ähnlichkeit mit der bekannten Struktur des Dattelendosperms und überhaupt mancher aus Reservecellulose aufgebauter Endosperme hervorhebt. Durch die Dickwandigkeit seiner Zellen erscheint das Collenchymgewebe recht mächtig und die Steifheit, die ebenfalls dadurch bewirkt ist, wird seine

[1] Auch die Abbildung des Collenchyms von *Cereus variabilis* bei Solereder (Systematische Anatomie der Dicotyledonen, Stuttgart, 1899, p. 460) dürfte mehr schematisch gehalten sein.

Bezeichnung als Knorpelcollenchym rechtfertigen. Unterbrochen wird dasselbe durch radiär nach außen ziehende schlotartige Gänge, die den Atemhöhlen der Spaltöffnungen entsprechen und hier als Atemschlote bezeichnet werden können. In Textfig. 6 ist die Spaltöffnung im Querschnitt gegeben; unter ihr durchsetzt der Atemschlot die Collenchymplatte. Die großen Schließzellen sind samt den Nebenzellen etwas versenkt, letztere

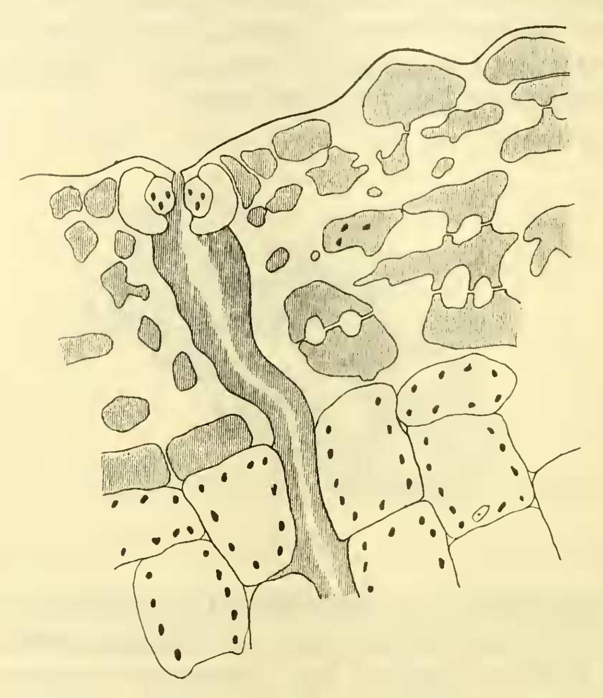


Fig. 6.

ragen unter ersteren in die Atemhöhle vor. Die Atemschlote sind es nun, durch die sich der Parasit den Eintritt in den *Cereus* erzwingt.

Fig. 2 der Tafel gibt ein schematisches Übersichtsbild eines Querschnittes durch die Haftscheibe, überhaupt Gewebe des *Viscum* und das darunter liegende *Cereus*-Gewebe; ersteres ist grün dargestellt. Wir sehen, wie sich links das Gewebe der Haftscheibe unter die emporgehobene dickwandige Epi-

dermis des *Cereus* eingeschoben hat, wie es direkt den weiß gehaltenen Collenchymplatten anliegt, an zwei Stellen in die Atemschlote eingedrungen ist und durch einen dieser tiefer in das Innere des *Cereus* gelangt ist, sich hier zu einer kugeligen Masse gestaltend. Wir bemerken ferner mächtige Peridermbildungen, die durch senkrecht gekreuzte Schraffierung dargestellt sind. Ein dunkler Fleck bezeichnet braun verfärbtes, abgestorbenes Gewebe, das ich vermutlich als ein erst eingedrungenes des Parasiten richtig deute. Es ist allseitig von besonders derbem Kork umgeben, welche Umwallung wohl

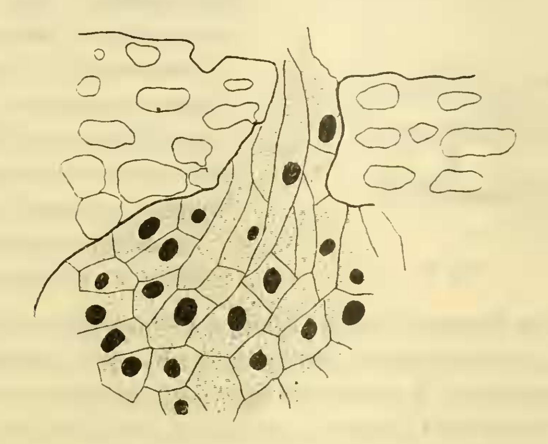


Fig. 7.

seinen Untergang besiegelt haben mochte. Hingegen ist die eingedrungene kugelige Masse lebenden Parasitengewebes nur an den Flanken von Kork begrenzt, nach innen stößt sie an lebendes Parenchym des *Cereus*. Einen Teil dieses Gewebes und seinen durch den Atemschlot erfolgten Einbruch gibt, stärker vergrößert, Textfig. 7 wieder. Das *Viscum*-Gewebe ist durch seine großen Zellkerne stets scharf unterscheidbar. Noch sei auf die starke Verschiebung der Collenchymplatten auf der rechten Seite des Bildes (Fig. 2 der Tafel) hingewiesen. Diese Verschiebung rührt von der mächtigen Parenchymbildung her, die rechter Hand oberhalb der Collenchymplatte eingesetzt hat. Wie aus der Fig. 2 der Tafel ersichtlich, tritt aber bei *Cereus* sowohl außerhalb der Collenchymplatten als innerhalb der-

selben Korkbildung auf. So ist es an der linken Seite unseres Bildes, während an der rechten nur außerhalb, hier aber gefördert, Periderm entstand. Diese Periderme müssen durch verschiedene Initialen gebildet werden. Das äußere verdankt seine Entstehung offenbar Initialen, die aus der Epidermis hervorgehen (Textfig. 8), das innere solchen, die sich aus den Collenchymplatten nach innen angrenzender Parenchymzellen konstituieren. Dieses innere Periderm entspricht dem auch bei *Opuntia parvula* beschriebenen, dem es auch darin gleicht, daß sich an die verkorkten Schichten mehrere Lagen gestaltlich korkähnlicher Zellen anschließen, die aber keine verkorkten Wandungen besitzen und in das Assimilationsparenchym überleiten (Textfig. 9).

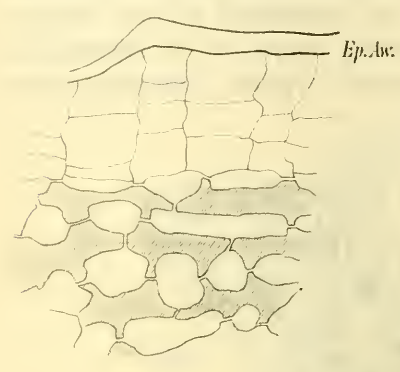


Fig. 8.

Es sei bemerkt, daß die Bildung solchen inneren Periderms für die Cactaceen in der vorhandenen Literatur überhaupt noch nicht erwähnt ist. Solereder[1] sagt im Gegenstand: »Die Korkbildung ist bei den Cactaceen, soweit bekannt, eine oberflächliche. Nach Schleiden entsteht der Kork in der Epidermis oder subepidermal[2] und besteht (bei *Opuntia monacantha* und *Echinocactus Eyriesii*) aus abwechselnden Schichten dünnwandiger und dickwandiger Korkzellen.« Wir sehen aber, daß bei *Opuntia parvula* das Korkcambium sich unterhalb des Collenchyms bildet, und dies ist hier offenbar der normale Prozeß der Korkbildung. Bei *Cereus Forbesii* geht die Epidermis zur Korkproduktion über und der normale Ort der Korkbildung dürfte dieser allein sein. Die Entstehung eines Korkkambiums unterhalb der Collenchymplatten aber dürfte im gewöhnlichen Lebensgang des *Cereus* gar

[1] Systematische Anatomie der Dicotyledonen, Stuttgart, 1899, p. 461.

[2] Die geringe Entwicklung des Collenchyms bei *Opuntia* kann leicht zur Täuschung Anlaß geben, daß der Kork subepidermal angelegt wird.

nicht gelegen und speziell als Reaktion gegen das eindringende *Viscum* aufzufassen sein.

Die Abwehr bedeutenden Reaktionen beschränken sich aber, wie schon Fig. 2 der Tafel zeigt, nicht nur auf die unterhalb der Saugscheibe gelegenen Stellen, sondern reichen — wie bei *Opuntia parvula* — auch weiter hinaus. So ist eine solche Partie in Textfig. 10 wiedergegeben. Hier fand nur eine

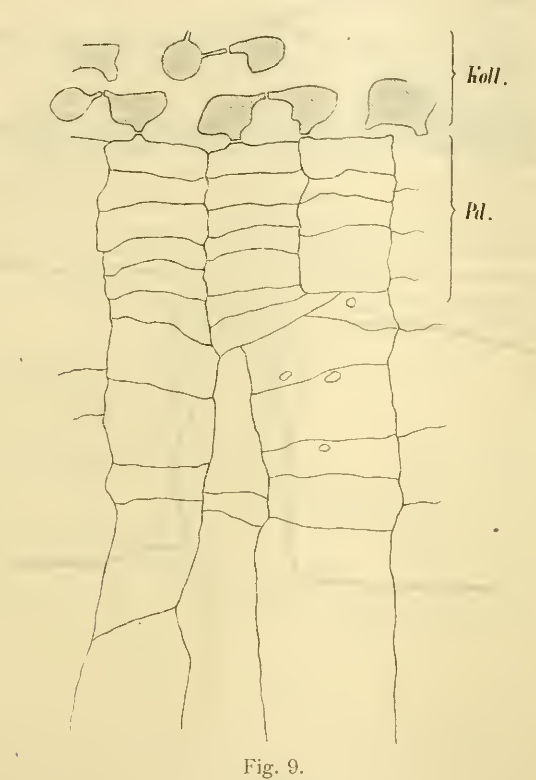


Fig. 9.

mächtige Korkbildung außerhalb der Collenchymplatten statt In die gewöhnlichen Korkzellen wurden aber auch zwei Zelllagen dickwandiger, verholzter Zellen (Trennungsphelloid) eingelagert mit der gleichen Beschaffenheit, wie solche bei *Opuntia* erörtert wurde.[1] Unterhalb der Haftscheibe unterliegen

[1] Sie entsprechen offenbar den »dickwandigen Korkzellen« Schleiden's (vgl. das Zitat im Texte), haben aber, wie ausgeführt wurde, verholzte Wandverdickungen.

auch die Collenchymplatten mehr oder weniger der Verholzung. Neu tritt uns in Fig. 10 entgegen die sekundär eintretende Verstopfung der Atemhöhlen, beziehungsweise des Atemschlotes innerhalb des Knorpelcollenchyms. Diese Verstopfung wird durch das Einwachsen von

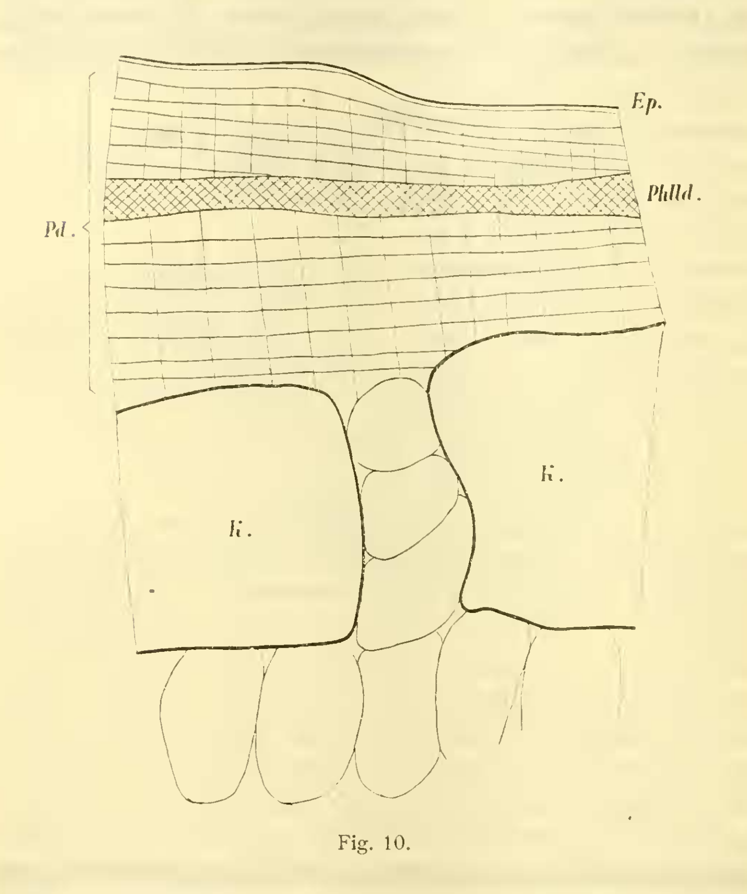


Fig. 10.

Parenchymzellen in den Schlot erzielt. Ja, in gewissen Fällen drängte sich das Parenchym durch den Schlot über das Collenchym nach außen vor. So ist in der Skizze Fig. 2 der Tafel links, solches Parenchym eingekeilt in der Haftscheibe zu sehen. Einen anderen Fall bringt auch Textfig. 11 zur Anschauung. Hier ist das Vordrängen des Assimilationsparenchyms in den Schlot erst eingeleitet; ein Rest der Atemhöhle (*R. A.*)

ist von Parenchym noch nicht erfüllt. Im äußeren Niveau der Collenchymplatte ist dieselbe vom Korkgewebe überdacht, da bei Anlage der Initialen offenbar auch unterhalb der Spaltöffnungen solche vorgeschoben werden, um eine tangential ununterbrochene Korkbildung zu sichern. Die hier geschilderte Verstopfung der Atemschlote kann aber zu einer noch wirk-

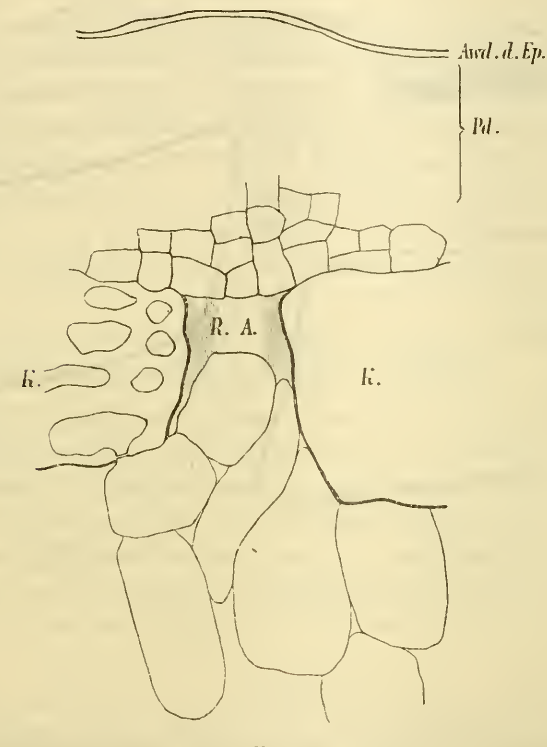


Fig. 11.

sameren gestaltet werden, wenn, was in einzelnen Fällen zutraf, das innere unterhalb der Collenchymplatten entstandene Periderm sich in den Atemschlot hineinerstreckt. Eine solche Stelle skizziert die Textfig. 12. Offenbar konstituiert sich in solchem Falle innerhalb der in die Atemhöhle vorgedrungenen Parenchymzellen ein Korkkambium. In der eben genannten Skizze tritt auch die gegenseitige Verschiebung der Collenchymplatten wieder

hervor, bewirkt dadurch, daß ober der linken außen mächtige Korkproduktion stattfand, während auf der inneren Seite solche unterblieb. Hingegen wurde die rechte Collenchymplatte durch starke Korklagen an der Innenseite bei mäßiger Korkbildung seitens des von der Epidermis konstituierten Korkkambiums in die Höhe gerückt, beziehungsweise nach außen verschoben.

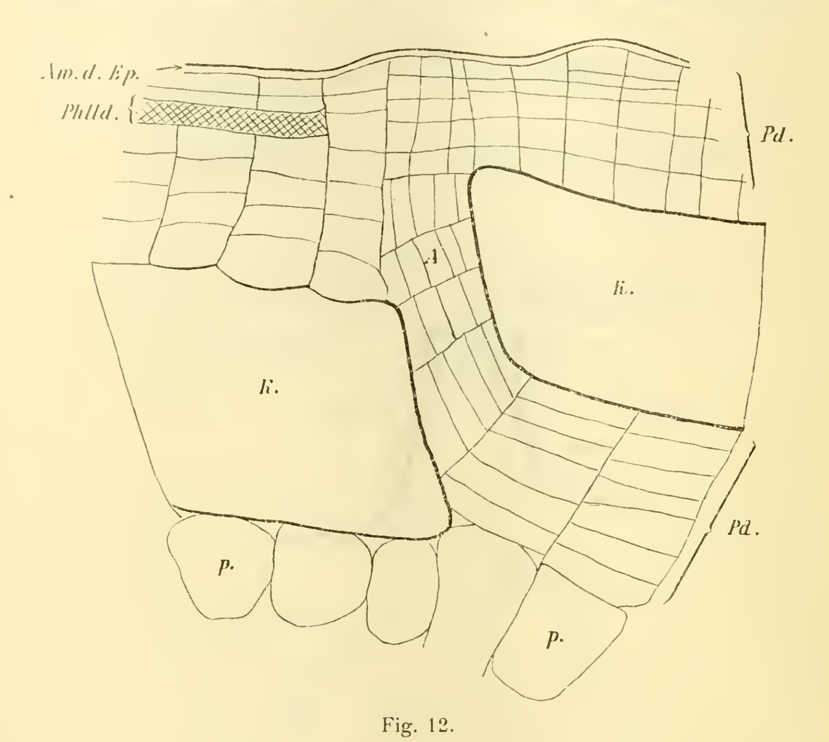


Fig. 12.

Wenden wir uns nun, nachdem die Abwehrbestrebungen, die *Cereus* zeigt, geschildert sind, wieder dem Einbruche des Parasiten zu. Schon die schematische Skizze in Fig. 2 der Taf. I zeigt, daß durch zwei der im Schnitte getroffenen Atemschlote ein Eindringen des Parasiten stattfand. Nur unterhalb des einen ist aber tiefer eingedrungene Masse von Mistelgewebe sichtbar. Es zeigt aber der folgende Schnitt nicht nur letztere wieder getroffen, sondern auch eine zweite Insel von *Viscum*-Gewebe, die ihren Ausgang von der zweiten Einbruchstelle genommen hat, in ihrer Ausbreitung aber ersterer gegenüber

zurücksteht. Es war nun von Interesse, noch die zweite Hälfte der Haftscheibe des Parasiten und des darunterliegenden *Cereus*-Stückes zu untersuchen. Die sechs Schnitte, die daraus angefertigt werden, ließen noch drei weitere Einbruchstellen des *Viscum* sicher, eine vierte etwas minder sicher erkennen. An zwei derselben schlossen sich wieder größere, in das Parenchym des *Cereus* vorgeschobene Komplexe von Parasitengewebe an. Die größte dieser Massen ist in Fig. 3 der Tafel nach einem Tinktionspräparat mit Kernschwarz dargestellt. Während die dazugehörige, mit *Viscum*-Zellen erfüllte Atemhöhle vom Schnitte nicht getroffen ist, sondern durch die Collenchymplatte nur durchschimmert (bei tieferer Einstellung sichtbar wird), ist ein zweiter Einbruch in der Schnittebene enthalten. An diesen schließt sich eine kleinere Masse von Mistelgewebe an, die aber im folgenden Schnitt eine größere Ausdehnung erlangt. Der dritte beobachtete Einbruch schiebt sich in Form eines Zellenstranges durch den Atemschlot in das Parenchym vor; er ist offenbar der zuletzt durchgeführte, jüngste.

Wir sehen also, daß das Parasitengewebe an mindestens fünf, wahrscheinlich an sechs bis sieben gesonderten Punkten von der Haftscheibe aus in den Wirt vordrang. Das ist ein Verhalten, das von der landläufigen Vorstellung der Entwicklung des ersten Einbruches in den Wirt sehr abweicht, aber Anlaß gibt, zu vermuten, daß Ähnliches öfter vorkommen mag.

Die gewöhnliche Vorstellung über das Eindringen des Mistelkeimes können wir mit v. Tubeuf's Worten wiedergeben:[1] »Von der Mitte der Haftscheibe entwickelt sich die primäre Wurzel (primäre Senkerwurzel) senkrecht gegen die Zweigachse bis auf den Holzkörper.« Von einer wurzelartigen Bildung im Falle von *Cereus* keine Spur! Die eindringenden Stränge und Massen Parasitengewebes haben ganz *Thallus*-Charakter. Ihr Aussehen ist überaus kräftig und ich zweifle kaum, daß in dem Falle der Wirt vom

---

[1] Die Mistel (*Viscum album*). Text zu Taf. I der »Pflanzenpathologischen Wandtafeln«, Stuttgart 1906, p. 14.

Parasiten bezwungen worden wäre und daß — im Gewächshaus, aus dem Mistelkeim eine Mistelpflanze auf *Cereus* — gewiß ein interessanter Fall — zu erziehen gewesen wäre.[1]

Es ist kaum zu bezweifeln, daß von solchen undifferenzierten Thallusstücken der Mistel öfters Pflanzen ihren Ursprung nehmen. Ich habe in meiner letzten Arbeit über die Mistel (vgl. das Zitat 2, p. 1) einen Fall mitgeteilt, daß von einer am 10. März 1900 vorgenommenen Aussaat von Mistelbeeren auf *Pinus montana* an einer Stelle erst nach 10 Jahren ein Keimerfolg — Hervorbrechen von Knospen aus dem 17 *cm* starken Stammstück der Legföhre — sichtbar wurde, und äußerte die Folgerung, »daß ein intramatrikales Stück eines Mistelkeimes am Leben blieb, während die extramatrikalen Teile desselben abstarben«. Dieser Fall wird durch die Beobachtung an *Cereus* unserem Verständnis näher gerückt.

Auch das, was uns der geopferte Keimling gezeigt hat, ist interessant und belehrend und es bleibt ja die Hoffnung, daß das Experiment, auf einem Säulenkaktus unsere Mistel zur Pflanze zu erziehen, noch gelingt. Außer in einem Gewächshaus könnte der Versuch auch in der von der Seeluft feuchten Atmosphäre des Mittelmeeres im Freien gelingen.

Der in das Parenchym innerhalb der Collenchymplatten vorgedrungene Teil des Parasiten scheint seitens der Wirtpflanze keinen größeren Widerstand mehr zu finden, sei es, daß dieselbe ihre Kräfte schon erschöpft hat, indem sie dem Einbruch auf so vielen Punkten zu wehren bemüht war, sei es, daß dem Parenchym in tiefer unterhalb des Collenchyms gelegenen Zellagen das Vermögen zur Korkbildung abgeht.[2] Wir sehen in der Skizze Fig. 2, Taf. I, daß das lebende *Viscum*-Gewebe von Kork noch beiderseitig umlagert wird,

[1] Das Emporheben der im Samenrest geborgenen Plumula durch das Hypocotyl, wie es unser Keimling in Fig. 4 zeigt, ist immer ein Zeichen kräftigen Gedeihens und Erstarkens.

[2] Das in Fig. 2 der Tafel den abgestorbenen Gewebekomplex umgebende Periderm muß nicht von tiefer gelegenen Parenchymzellen seinen Ursprung genommen haben, sondern kann auch auf das Phellogen rückgeführt werden, das aus der dem Collenchym angrenzenden Zellage hervorging.

nur nach innen zu fehlt solcher. Dies ist vielleicht ein früher erfolgter Einbruch, dem der Wirt noch energischer zu begegnen vermochte. Den ersten (der dunkle benachbarte Fleck in der Skizze) vermochte er vermutlich noch unschädlich zu machen.

Die in Fig. 3 der Tafel dargestellten, unter dem Collenchym sich ausbreitenden Gewebemassen sind aber nicht von Kork umgeben. Sie liegen ziemlich locker im Parenchym, dessen umgebende Zellen geschwächt aussehen. Die Lücken zwischen diesen Zellen und dem *Viscum*-Gewebe sind von Wandresten zerdrückter, vielleicht zum Teil ausgesogener Zellen gefüllt, was zeichnerisch schwer darzustellen ist. Dies erinnert an das Verhalten der in der Rinde der Wirte vorschreitenden Spitzen der Rindenmistelwurzeln, von denen gesagt wird, daß sie die Gewebe der Rinde auflösen.

Die Angriffspunkte für den Parasiten bildeten im Falle von *Cereus* ersichtlich die Spaltöffnungen. Günstig für den Einbruch erwiesen sich offenbar die weiten, schlotartigen, starren Atemhöhlen in dem relativ mächtigen, eigenartigen Collenchym. Bei *Opuntia parvula* sind derartige Atemhöhlen auch vorhanden, aber in dem schwachen Collenchym stehen sie an Eignung zum Einbruch gegenüber jenen des *Cereus Forbesii* zurück. Das unter dem Collenchym sich konstituierende Korkkambium schiebt sich rasch auch unter die Atemhöhlen ein, durch eine erzeugte Korkdecke den Einbruch abwehrend.

An einjährigen Zweigen dürften seitens der Keimlinge des *Viscum* allgemeiner die Spaltöffnungen als Eingangspforten ausgenützt werden, wie sie ja auch vielfach die beliebte Eintrittsstelle für parasitische Pilze sind. An mehrjährigen Zweigen werden die stellvertretenden Lenticellen vermutlich den Angriffswaffen der Mistelkeimlinge ein etwas erleichtertes Spiel gewähren. Es wäre in dieser Hinsicht nicht uninteressant, eine vergleichsweise Kultur zu prüfen, wo an der gleichen Wirtpflanze das Auslegen der Mistelsamen einerseits an möglichst der Lenticellen entbehrenden Stellen, andrerseits an Stellen mit solchen vorgenommen würde.

Zusammenfassung.

1. *Opuntia parvula* zeigt unter den auf ihr sich entwickelnden Mistelkeimen pustelartige, verfärbte Stellen, die sich als lokalisiert zur Bildung gelangendes Korkgewebe erweisen.

2. Diese auf Abwehr des Parasiten hinzielende Reaktion ist von besonderem Interesse dadurch, daß sie erfolgt, ohne daß der Parasit in die *Opuntia* tatsächlich eingedrungen wäre. Sie wird also nur durch stoffliche Einwirkung der Mistel auf die Unterlage bewirkt.

3. Diese Einwirkungen werden auf die gleichen Giftstoffe zurückgeführt, durch die, wie Laurent zeigte, Mistelsamen (-keimlinge und selbst -beerenschleim) auf gewissen Birnsorten, aber auch auf anderen Pflanzen Absterben von Geweben und ganzen Zweigen hervorrufen.

4. Die Annahme Wiesner's, daß in den Beeren sich ein die Keimung des Samens hemmender Stoff (»Hemmungsstoff«) finde, der die lange Keimruhe der Mistel bedinge, wird, weil die Samen in den Beeren selbst schließlich zu keimen vermögen, nicht geteilt. Hingegen Wiesner's Befund, daß der Schleim der Mistelbeeren auf andere Samen die Keimung hindernd oder stark beeinflussend wirkt, auf das toxische Prinzip, das der Mistelkeim enthält, zurückgeführt.

5. Die Stärke der Wirkung dieses Giftstoffes wird als ein mitbeteiligter Faktor angesehen, der darüber entscheidet, ob eine Pflanze als Wirt der Mistel dienen kann oder nicht. Es ergibt sich dabei folgende Abstufung:

a) Das Mistelgift wirkt so stark, daß die mit Mistelkeimen besetzten Zweige absterben. Solche Pflanzen sind dadurch gegenüber der Mistel gewissermaßen immun.

b) In anderen Fällen sind die Giftwirkungen, die zur Abtötung von Zellen führen, sehr beschränkt, doch löst der eindringende Giftstoff Reaktionen aus, durch die eine Abwehr des Parasiten teils erzielt, teils wenigstens versucht wird. Die Mehrzahl der Gewächse, die als häufige Mistelträger bekannt sind, dürfte hierher gehören. Es scheint, daß bei diesen eine allmähliche »Gewöhnung« an das Mistelgift

eintritt. Dabei spielen aber auch die erkannten ernährungsphysiologischen Rassen der Mistel eine Rolle, insofern der Widerstand gegen eine auf einen Wirt nicht angepaßte Rasse vielfach mit Erfolg (zum Teil absolutem) aufgenommen wird, während er gegenüber einer angepaßten gering zu sein scheint.

c) Manche Pflanzen werden schon durch anatomische Bauverhältnisse allein (Kieselpanzer) oder durch den Besitz gewisser Stoffe vor dem Befall durch die Mistel geschützt sein.

6. Ähnlichen Abwehrversuchen gegen die Mistel wie bei *Opuntia* begegneten wir auch bei *Cereus Forbesii.* Die Mistelkeime lösen bei beiden Korkbildung aus.

7. Die Korkbildung bei *Opuntia* geht nicht aus einem subepidermalen Korkkambium hervor (Schleiden), sondern letzteres entsteht unter der Collenchymschicht.

8. Bei *Cereus* findet sich subepidermal ein sehr eigenartiges Collenchym, das als Knorpelcollenchym bezeichnet wird. Die Platten dieses Collenchyms werden von den schlotartigen Atemhöhlen der Spaltöffnungen durchsetzt.

9. Das Periderm geht bei *Cereus* aus der Epidermis hervor (solches ist beschrieben), aber auch unterhalb des Collenchyms kann sich Phellogen konstituieren und Periderm bilden. Letzteres kommt im normalen Leben der Pflanze vielleicht gar nicht zur Bildung (es scheint wenigstens noch nicht beobachtet zu sein). Die durch die Mistel angeregte Abwehrbestrebung führt zu seiner Entstehung.

10. In den Säulenkaktus, *Cereus Forbesii,* gelang es der Mistel einzudringen und es ist sehr wahrscheinlich, daß aus dem der Untersuchung geopferten Keimling, unter den Bedingungen der Gewächshauskultur, eine Mistelpflanze erwachsen wäre.

11. Als Ort des Eindringens wurden die Spaltöffnungen und die unter denselben liegenden Atemschlote nachgewiesen. Der Einbruch geschah von der Haftscheibe des Mistelkeimes aus an mehreren gesonderten (mindestens fünf) Stellen.

12. Die vorgedrungenen Massen von Mistelgewebe sind völlig undifferenzierten, thallösen Charakters und weichen von

dem beschriebenen Typus, wie der Einbruch in der Regel erfolgen soll — durch eine primäre Senkerwurzel — erheblich ab.

13. Es wird angenommen, daß ähnliche Einbruchsweise öfters vorkommt und daß aus solchen thallösen Massen eingedrungenen Parasitengewebes Pflanzen erwachsen können. Auch dürften Spaltöffnungen oder die sie später vertretenden Lenticellen als Einbruchsorte der Mistel allgemeine Bedeutung haben.

Erklärung der Abbildungen.

Sowohl die Textfiguren (außer Fig. 4) als jene der Tafel (ausgenommen Fig. 1) sind bei 220facher Vergrößerung mit der Camera lucida entworfen. In vielen Figuren ist jedoch nur die gegenseitige Lage der Gewebe genau gegeben, diese selbst aber sind schematisch dargestellt.

I. Die Textfiguren.

Fig. 1. Querschnitt durch ein peripheres Stück eines Flachsprosses von *Opuntia parvula*.
Ep. = Epidermis, *Dr.* = Drusen, *Koll.* = collenchymatisches Hypoderm, *gr. z. R.* = großzellige Rinde.

Fig. 2. Ein gleicher Schnitt, aber unterhalb einer Stelle, wo früher ein Mistelkeim auflag. *Ep.+Koll.* = Epidermis und Collenchym — verfallenes Gewebe — schematisch angedeutet. *K.* = Kork, *dw. K.* = dickwandiger Kork.

Fig. 3. *Opuntia parvula.* Eine Zellenreihe aus dem Korkgewebe; außen eine Zellwand der dickwandigen Korkzellen, bis zu den Kreuzchen verkorkte Zellen, die folgenden korkähnlich, aber mit unverkorkter Membran. Zu innerst eine große Parenchymzelle, die auch schon eine Zellteilung vollzogen hat.

Fig. 4. Keimling der Mistel, eingedrungen in *Cereus Forbesii*; auf einem aus letzterem herausgehobenen peripheren Stücke aufsitzend. 2 ×.

Fig. 5. Eine Partie aus dem subepidermalen »Knorpelcollenchym« des *Cereus Forbesii.* Genaue Darstellung.

Fig. 6. Peripherer Querschnitt durch *Cereus Forbesii.* Das Collenchym etwas schematisiert wiedergegeben. Eine Spaltöffnung mit den Nebenzellen und dem die Collenchymplatten durchsetzenden Atemschlot.

Fig. 7. Durch den Atemschlot zwischen den Collenchymplatten eingedrungenes *Viscum*-Gewebe. Collenchym $\pm$ schematisiert wiedergegeben.

Fig. 8. Aus der Epidermis hervorgegangener Kork bei *Cereus Forbesii.* Collenchym etwas schematisiert. *Ep. Aw.* = Epidermisaußenwand.

Fig. 9. Kork unterhalb einer Collenchymplatte des *Cereus Forbesii,* hervorgegangen aus einem Phellogen, das aus der dem Collenchym anliegenden Parenchymzellage sich konstituierte. *Koll.* = Collenchym, *Pd.* = Kork.

Fig. 10. Partie aus dem Stamme von *Cereus Forbesii.* Nur die Lage der Gewebe genau gegeben, das übrige schematisch. *Ep.* = Epidermis, *Pd.* = Peri-

derm. *Phlld.* = Phelloid, *K.* = Collenchymplatten. Außer mächtiger Korkbildung, die einem aus der Epidermis hervorgegangenen Cambium entstammt, tritt als weitere Abwehr die Verstopfung der Atemhöhle durch eingedrungenes Parenchym auf.

Fig. 11. Ein ähnliches Bild. *Awd. d. Ep.* = Außenwand der Epidermis, *Pd.* = Periderm (die Zellen nur zum Teil eingezeichnet), *K.* = Collenchymplatten, *R. A.* = Rest der Atemhöhle, der durch das vordringende Parenchym noch nicht ausgefüllt ist.

Fig. 12. Ebenfalls ein den in den Fig. 10 und 11 entsprechender Fall, nur mit dem Unterschiede, daß die Atemhöhle (*a*) hier mit Periderm verstopft erscheint. *p.* = Parenchym, die übrigen Bezeichnungen wie in den vorausgehenden Figuren. Bemerkenswert die starke Verschiebung der Collenchymplatten.

II. Die Figuren der Tafel.

Fig. 1. Ein Stück eines in Alkohol konservierten Flachsprosses von *Opuntia parvula.* Man sieht die verfärbte, pustelartige Partie, die als Reaktion auf einem aufliegenden Mistelkeimling entstanden war (nat. Gr.).

Fig. 2. Querschnitt durch den Stamm von *Cereus Forbesii* und die Haftscheibe eines Mistelkeimlings, der zum Teil in das Innere des *Cereus* vorgedrungen ist. Die Gewebe sind schematisiert wiedergegeben, nur ihre Lage mit der Camera genau aufgenommen. *Aw. d. Ep.* = Außenwand der Epidermis, *K.* = Knorpelcollenchym, *Pd.* = Periderm, *Phlld.* = Phelloid, das *Viscum*-Gewebe grün. Man sieht zwei Einbruchstellen, als welche Atemhöhlen (-schlote) benützt wurden. Der runde, grau gehaltene Fleck im Zentrum ist vermutlich ein ersteingedrungenes *Viscum*-Gewebe, das infolge allseitiger Umschließung durch Kork zum Absterben gebracht wurde. (Vergr. 60).

Fig. 3. Durch Atemschlote, die das Collenchym (*K*) durchsetzen, in das Innere des *Cereus* eingedrungenes Gewebe der Mistel von thallösem Charakter (Vergr. 220).
